



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS

EL CONOCIMIENTO DE LAS POBLACIONES DEL
PASADO A TRAVÉS DE LA ACTUOTAFONOMÍA:
¿QUÉ SUCEDE TRAS EL ENTERRAMIENTO?

PROYECTO FIN DE CARRERA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y BIODIVERSIDAD

Pilar Marta de la Serna



ÍNDICE

	Página
RESUMEN	3
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 El conocimiento de las poblaciones del pasado	3
1.2 La Tafonomía	5
1.3 La aproximación actuotafonómica	7
2. OBJETIVOS	9
3. MATERIAL Y MÉTODOS	10
4. RESULTADOS	
4.1 La preservación diferencial de tejidos y los organismos implicados	12
4.2 Alteraciones tafonómicas que implican a los restos óseos	16
5. DISCUSIÓN	
5.1 Modificaciones tafonómicas en la diagénesis	20
5.2 Factores y procesos de alteración diagenética	21
6. CONCLUSIONES	26
7. AGRADECIMIENTOS	27
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28

RESUMEN

El estudio de los procesos de alteración tafonómica, a través de datos actualistas obtenidos de experimentos bajo condiciones controladas, proporciona información muy útil para el conocimiento y la reconstrucción paleoecológica y paleobiológica de los ecosistemas y organismos del pasado. El presente trabajo centra su atención en los distintos aspectos vinculados a la preservación de tejidos orgánicos de 35 ejemplares de *Gallus gallus domesticus*, tras 8 años de previo enterramiento, mediante la descripción cualitativa de los procesos observados, con el fin de poder contribuir a la construcción de un patrón de transformación tafonómica.

1. INTRODUCCIÓN

1.2 - El conocimiento de las poblaciones del pasado

Una de las principales vías que conducen al conocimiento de las poblaciones del pasado es el estudio de los restos óseos, que puede aportarnos información muy útil a la hora de obtener una imagen biológica de los grupos humanos que en su momento ocuparon diferentes asentamientos, así como del contexto paleoambiental en el que desarrollaban sus actividades (Larsen, 2002). Sin embargo, es evidente que los huesos no representan asociaciones vivas originales, sino que son restos que han resistido (por sus propiedades intrínsecas) alteraciones causadas por agentes bióticos, abióticos y antrópicos. Estas alteraciones quedan registradas en el material óseo preservado, convirtiéndolo en una valiosa fuente de información que ha de ser estudiada de la manera más completa posible para poder realizar interpretaciones fidedignas. Por ello, es imprescindible realizar un estudio de las alteraciones tafonómicas, ya que cada uno de los conjuntos óseos recuperados está compuesto por elementos individuales con sus propias historias tafonómicas, lo que hace necesario el trabajo en la identificación de los agentes responsables de los patrones de modificación de los restos.

La Tafonomía, como ciencia multidisciplinar que es, abre una nueva perspectiva acerca del estudio de los restos de organismos del pasado, los cuales aportan datos tanto de la historia biológica de las entidades productoras como de importantes novedades en la evolución biológica de éstos (por ejemplo, la historia y el desarrollo de la evolución de plumas) y del contexto ambiental en las que se desarrollaban (Behrensmeyer *et al.*, 2000). Pero además, las disciplinas dedicadas a la investigación de los restos del

pasado, se enfrentan a la problemática de que la incorporación de las entidades obtenidas depende mayoritariamente del azar, lo que hace del sesgo una propiedad inherente del registro (Fernández-López, 2000). La Tafonomía trata de corregir una parte de esta problemática, entendiendo los procesos que han sucedido en los restos preservados en relación a las condiciones externas a las que se han visto sometidos, para posteriormente poder contribuir a reconstrucciones tanto paleobiológicas como paleoecológicas (Elder y Smith, 1988; citado en Martín-abad, 2008).

Por tanto, partiendo de la hipótesis de que el potencial de preservación hace referencia a la probabilidad de que una entidad producida quede registrada, se considera que la preservación es “una propiedad relativa y disposicional de cada elemento tafonómico, que ha de ser comparado con respecto a su ambiente o ambientes” (Fernández-López, 2000). Tradicionalmente, el registro fósil se ha considerado como el resultado de sucesivos filtros que actúan en la biosfera provocando la pérdida de la información paleobiológica, siendo lógico pensar que cuanto más tiempo transcurra, mayor será la probabilidad de que los procesos físico-químicos afecten a los restos, perdiendo éstos información del organismo original. Actualmente, se considera que esta idea lleva a conclusiones erróneas y se acepta que los procesos de alteración tafonómica actúan a distintos niveles de información, por lo que es conveniente plantear un método sistemista y evolucionista. De esta manera, los procesos de alteración tafonómica implican el cambio y la modificación de los elementos tafonómicos, pero no conducen necesariamente a la destrucción de dichos elementos, sino que aportan nueva información tafonómica sobre éstos en cuanto a la comunidad biótica donde se originaron y demás acontecimientos paleobiológicos posteriores. En este sentido, se entiende que la alteración tafonómica actúa como agente regulador de la variabilidad producida (Fernández-López, 2005), manifestando los aspectos positivos del paso de la entidad biológica a la litosfera, es decir, de su proceso de fosilización, y aportando al registro una naturaleza y dinámica propias (López-Martínez y Truyols, 1994), siendo capaz no sólo de mantener y transmitir información, sino también de generarla.

En las últimas décadas, y gracias a este tipo de aportaciones, las investigaciones tafonómicas han incrementado su área de interés y su desarrollo como disciplina en diversos campos de estudio. La capacidad del entendimiento de los procesos de alteración tafonómica guía hacia una nueva interpretación de los análisis faunísticos, de la reconstrucción de la dieta (tanto humana como animal), de la patología ósea y del

nivel de intervención antrópica en los restos óseos. Además, las alteraciones superficiales (tales como la meteorización, abrasión o corrosión) observables en los restos nos ofrecen información acerca de la formación de yacimientos (Andrews, 1990; Denys *et al.*, 1996).

1.2 - La Tafonomía

El término Tafonomía (etimológicamente, “Ley del enterramiento”) data de 1940, cuando el paleontólogo ruso Ivan A. Efremov (realizando estudios en vertebrados) la definió como “el estudio de la transición de restos animales desde la biosfera hasta la litosfera”. Sin embargo, este subsistema conceptual de la Paleontología tiene una historia aproximada de unos 500 años, si consideramos las investigaciones tafonómicas del monte Ponferrato (Italia), realizadas por Leonardo Da Vinci, cuando observó un depósito de bivalvos excelentemente preservados y, estudiando la articulación de los ejemplares, concluyó que ese monte en el pasado había estado cubierto por el mar. Actualmente, se considera más adecuada su definición como el “estudio de los procesos de formación y cómo éstos afectan la información del registro fósil” (Behrensmeyer y Kidwell, 1985).

La Tafonomía estudia las leyes que condicionan el enterramiento ayudándonos a comprender los procesos que suceden por un lado, entre la muerte de la entidad biológica hasta que se entierra, y por otro, los procesos de alteración físico-químicos una vez los restos ya están enterrados. Es por ello que, a la hora de estudiar la historia de cualquier entidad registrada, se utilizan tres clases de acontecimientos: la muerte, el enterramiento y el descubrimiento. Actualmente, se acepta la distinción de dos etapas en los estudios tafonómicos, siendo el momento del enterramiento el punto de inflexión que divide a ambas. La primera etapa es la denominada Bioestratinomía (Lawrence, 1968; citado en Fernández-López, 2000), y es la que se ocupa de los procesos experimentados por las entidades tafonómicas, desde la producción biogénica hasta el momento de la inhumación. Durante esta fase ocurren, normalmente, las mayores distorsiones en las características propias de dicha entidad biológica (Cambra-Moo, 2006). La segunda etapa es la denominada Folsildiagénesis (o Diagénesis en el caso de estar trabajando con restos “recientes”) (Müller, 1963), la cual explora la historia una vez se depositan las entidades tafonómicas. El presente trabajo hace hincapié en las modificaciones producidas por las alteraciones tafonómicas en esta etapa, participando en la idea anteriormente mencionada de la capacidad que alberga el registro fósil para

generar nueva información (Figura1). El objeto de estudio se centra en la vinculación de la influencia, tanto biótica como abiótica, al estado de preservación de las entidades obtenidas.

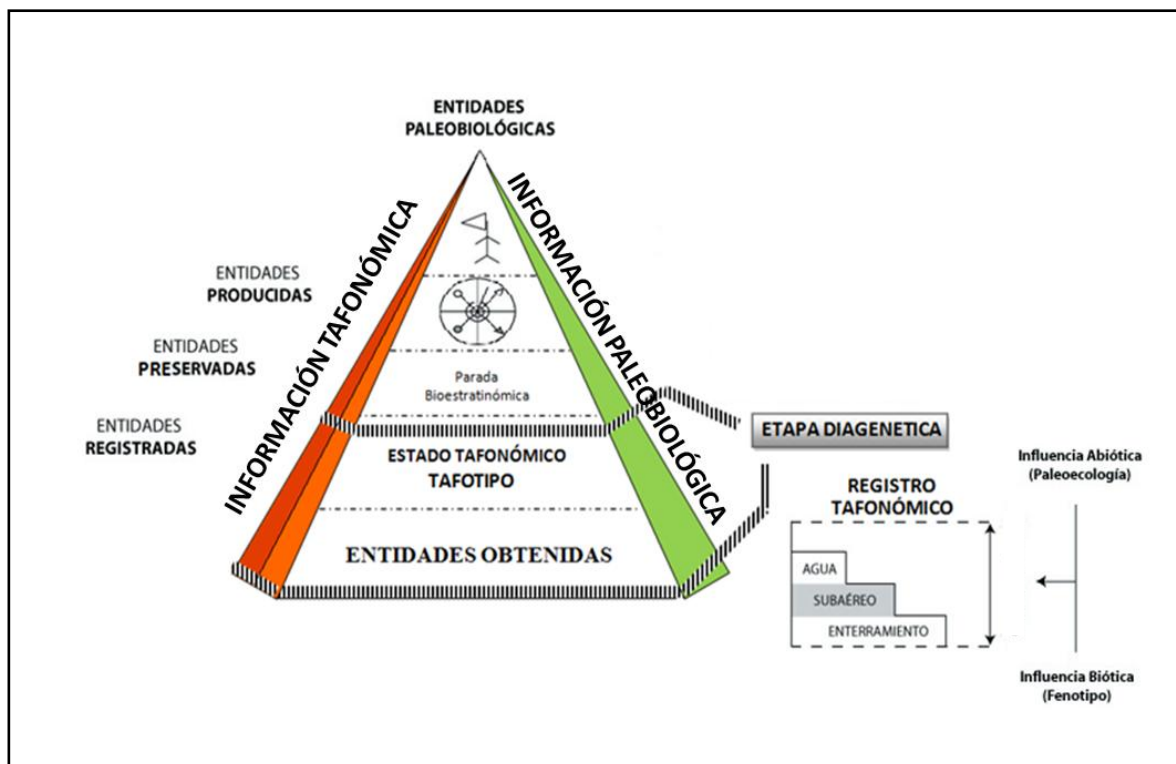


Figura 1. Propuesta de modificación tafonómica donde la información pasa de estar autoorganizada paleobiológicamente a estarlo tafonómicamente. Adaptada de Cambra-Moo (2006).

Partiendo desde esta perspectiva evolucionista, podemos considerar que los procesos secuenciales de desarrollo tafonómico cuyo destino final es la fosilización, proveen de nueva información vinculada a su paleobiología. Esto nos permite, controlando las condiciones iniciales del medio de producción y las características fenotípicas de la entidad biológica, observar por separado la manera en la que cada factor actúa en las entidades producidas (Cambra-Moo, 2006).

Ha de tenerse en cuenta que no todas las entidades registradas experimentan procesos bioestratinómicos; un ejemplo de ello serían los organismos enterrados de manera repentina, como en una colada de barro producida por lluvias torrenciales. Además, pueden suceder procesos de reelaboración tafonómica, que implican el desenterramiento y desplazamiento de las entidades tafonómicas antes del enterramiento final. En este caso se considera que la etapa diagenética comienza a partir del

enterramiento inicial. Pero este tipo de disyuntivas reflejan la ambigüedad de la clasificación, dejando un margen de discriminación lo suficientemente amplio como para que actualmente siga siendo motivo de discusión.

Dentro de la ciencia de la Tafonomía, es la disciplina de la Tafonomía Funcional la que se ocupa del comportamiento y la interpretación de los elementos preservados (Fernández-López, 2000), y lo hace apoyándose en experimentos actualistas que desempeñan un papel fundamental en la comprensión de los procesos de alteración tafonómica, haciendo posible indagar en la manera en la que distintos fenómenos son plasmados en las entidades tafonómicas.

1.3 - La aproximación actuotafonómica

Teniendo en cuenta la multitud de variables, tanto ambientales como inherentes a la propia entidad biológica, que influyen en los procesos *postmortem* (Mann *et al.*, 1990; Cambra-Moo, 2006) y a la integración de las mismas, el estudio de los procesos de alteración tafonómica se torna excesivamente complejo. Como metodología para poder solventar esta problemática, la experimentación actualista resulta una herramienta de gran utilidad, permitiéndonos estudiar el efecto de las distintas variables por separado con el fin de descubrir patrones que describan un orden natural.

El Actualismo toma como premisa que el presente es la clave del pasado. En este sentido, puede definirse como el método que establece analogías entre los procesos observables en el presente y los eventos que han sucedido en el pasado (Pobiner y Braun, 2005), considerando que las leyes físicas son constantes en el espacio-tiempo y que la tasa de cambio ha sido uniforme. Esta es la base del desarrollo de la Actuotafonomía, entendida como la utilización de formas y procesos actuales para ayudar al estudio de modelos de preservación en el registro fósil (Efremov, 1940).

Según Kowalewski y Labarbera (2004), para elaborar un estudio actuotafonómico se puede recurrir a tres formas de obtención de datos: mediante trabajos de campo observando directamente los restos de organismos en su ambiente natural; a través de la deposición intencionada de restos de organismos en ambientes naturales; o mediante la experimentación en laboratorios, controlando las variables que se crean convenientes. El protocolo de experimentación que estableció las bases del presente trabajo fue diseñado basándose en la tercera forma mencionada, con el objeto de comprobar a qué nivel van a comprometer las distintas variables aplicadas de forma

aislada a la transformación tafonómica de las entidades de estudio. Y es que la preservación tafonómica no es una propiedad estática, sino el resultado de las sucesivas modificaciones ocurridas por alteración tafonómica (Fernández-López, 2000). Este es el objetivo final de todo estudio actuotafonómico: establecer relaciones causa-efecto entre procesos particulares y efectos concretos, contrastando los efectos observados en el presente con el registro del pasado, apoyándose en relaciones causales y de analogía (Lyman, 1994), con el propósito de generar hipótesis paleobiológicas y paleoecológicas.

Pero las aplicaciones de la Tafonomía van más allá de las reconstrucciones de los ecosistemas del pasado. Gracias a las diferentes especialidades del campo de las Ciencias Forenses, la Tafonomía actualista de vertebrados se ha desarrollado notablemente en los últimos años. Un ejemplo de ello es el trabajo desarrollado en el Anthropological Research Facility, más conocido por Body Farm (Granja de Cadáveres), cuyas experimentaciones con cadáveres humanos están basadas en los procesos de descomposición en diferentes medios de producción, con el fin de aplicar los conocimientos obtenidos en el campo de la criminalística (Bass y Jefferson, 2003). Igualmente, los estudios tafonómicos del entomólogo forense M. Lee Goff también contribuyen al registro criminalística, en este caso analizando los grupos de artrópodos que colonizan al cadáver (utilizando cerdos como material de experimentación) con el fin de conocer la dinámica temporal del proceso de descomposición (Goff, 2000).

En concreto, el presente trabajo es la continuación del estudio bioestratinómico iniciado en el año 2004, basado en la experimentación actuotafonómica de aves actuales. Y es que pocos grupos biológicos han recibido tanta atención como las aves. Desde que a mediados del siglo XIX, Huxley englobó a dinosaurios y aves en un grupo al que denominó Sauropsida, su origen es algo que ha atraído a los naturalistas fervientemente. Además, la presencia de este grupo en el registro fósil evidencia la necesidad del uso de estudios tafonómicos necesarios para la comprensión de ecosistemas pasados (Davis, 1996). En este caso, en la fase inicial de la investigación se incorporaron variables referidas a la morfología de los cadáveres y variables ambientales, con la finalidad de observar cómo influían en la etapa bioestratinómica, (fase inicial de la investigación; Cambra-Moo *et al.*, 2008) siendo ésta de 18 días de duración, y cómo influyen (fase actual) tras 8 años de enterramiento, en la etapa diagenética. En este estudio actualista se utilizaron ejemplares de *Gallus gallus domesticus* (gallina común), entre otros motivos por su fácil acceso como material de

investigación y porque representan formas vivas dentro del clado Archosauria. Anteriormente, se han llevado a cabo experimentos actualistas con aves como el de Bickart (1984), que se dedicó al estudio de la vinculación de los ambientes fluviales al proceso de desarticulación, observando cómo afectaba diferencialmente a los restos, o Schäfer (1972) que estudió los procesos que modificaban la posición original de la muerte. También se ha experimentado con peces teleósteos (Martin-Abad, 2008), con el fin de estimar su tasa de descomposición. Con el mismo objetivo, se han utilizado anuros de la familia Ranidae (López, 2011).

Sin embargo, a diferencia de investigaciones anteriores que, en su gran mayoría, hacen hincapié en el estudio de alteraciones tafonómicas producidas en la etapa bioestratinómica, la investigación en la que está incluida este proyecto pretende aportar una perspectiva global, que integre el estudio de todos los procesos presentes en el desarrollo tafonómico de una entidad registrada, desde su muerte y deposición, hasta su posterior exhumación. En este sentido, se busca contribuir a la construcción de un pilar de información tafonómica actualística que sea útil para generar hipótesis sobre diferentes modelos de transformación tafonómica.

2. OBJETIVOS

- Descripción cualitativa de los procesos de alteración tafonómica con el fin de establecer patrones de alteración comunes, donde podremos reconocer el efecto de las condiciones iniciales de medio de producción sobre las entidades producidas.
- Estudio macroscópico de la vinculación del estado de desarticulación y solapamiento de huesos a las diferentes condiciones experimentales con el propósito de conocer el posible efecto que las distintas variables por separado puedan tener sobre el cadáver.
- Establecimiento de patrones de preservación en los diferentes estadios ontogénicos para poder identificar el papel de las posibles alteraciones en función de las características fenotípicas de la entidad biológica.
- Obtención de muestras del sedimento a distintas profundidades para analizar en estudios posteriores la transformación en la composición química del suelo.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización del presente trabajo se partió del material utilizado en la experimentación inicial (Cambra-Moo, 2006), compuesto en su totalidad por 35 cadáveres de *Gallus gallus domesticus*. Estos ejemplares presentan diferentes estados de desarrollo ontogenético que representan diferencias morfológicas y, para el estudio de su fase bioestratinómica, fueron introducidos en distintos recipientes preparados con arena o agua dulce, con el espacio necesario (en base a su tamaño) que permitiera los posibles cambios que pudiesen producirse a lo largo del proceso. Los cadáveres depositados en un rectángulo de malla plástica fina, se colocaron durante su fase de descomposición sobre los ambientes: subaéreo (sobre la tierra), enterrados en el sedimento y sumergidos en agua dulce y una vez finalizado el estudio bioestratinómico se procedió a su enterramiento.

Los diferentes estados de desarrollo ontogenético están descritos por 8 ejemplares en estado embrión, con 19-20 días de incubación y retirados del huevo antes de la eclosión, 8 ejemplares de 7, 14 y 30 días de desarrollo después de la eclosión (nombrados como “J-7”, “J-14” y “J-30”), y 3 ejemplares adultos de seis meses de desarrollo. La distribución del material de experimentación puede observarse en la Figura 2.

Con el fin de estudiar el efecto potencial que produciría en los 35 cadáveres una alteración parcial por depredadores o carroñeros, se añadió la variable presencia o ausencia de piel. Además los cadáveres fueron colocados en dos posiciones distintas: dorso-ventral o lateral (Tabla 1).



Figura 2. Distribución del material de experimentación.

Estado Ontogénico	Medio de descomposición	Con piel		Sin piel		Total de individuos
		Ventral	Lateral	Ventral	Lateral	
Embrión	Subaéreo	1	1	1	1	4
	Enterramiento		1	1		2
	Agua	1		1		2
J-7	Subaéreo	1	1	1	1	4
	Enterramiento		1	1		2
	Agua	1		1		2
J-14	Subaéreo	1	1	1	1	4
	Enterramiento		1	1		2
	Agua	1		1		2
J-30	Subaéreo	1	1	1	1	4
	Enterramiento		1	1		2
	Agua	1		1		2
Adulto	Subaéreo	1				1
	Enterramiento	1				1
	Agua	1				1
Número total de individuos						35

Tabla 1. Diseño del experimento. Cada estado ontogénico se compone de ocho ejemplares y cada uno combina: medio de descomposición (subaéreo, enterramiento o agua dulce), postura de muerte dorso-ventral o lateral, y presencia o ausencia de piel (Cambra-Moo, 2006).

Con el fin de optimizar al máximo la información recuperada de la excavación, se ha llevado a cabo un proceso de exhumación siguiendo un minucioso protocolo de recogida de datos en cada uno de los ejemplares de la muestra.

En primer lugar, se procedió a la identificación del tipo de ejemplar con la misma nomenclatura que se utilizó en la fase inicial del 2004, reflejando su correspondiente estadio ontogénico, medio de descomposición, numeración general dentro de la muestra, posición de la muerte y presencia o ausencia de la piel. Posteriormente se documentó gráficamente, paso a paso, el proceso de excavación, tomando muestras de tierra a diferentes profundidades y en diferentes lugares a lo largo del eje longitudinal (3 muestras respectivamente) una vez expuestos los restos. Además, se documentó la presencia (en algunos casos) de los artrópodos presentes con el fin de identificarlos posteriormente. Finalmente, el sedimento extraído en cada exhumación fue introducido en bolsas etiquetadas y almacenado en cajas.

Finalizado el análisis de los restos, se procedió al tapado y almacenaje del recipiente junto con la tierra extraída de la excavación de cada uno de los ejemplares.

4. RESULTADOS

A lo largo de todo el experimento se ha podido observar el desarrollo de transformación tafonómica de las entidades producidas, gracias a que las diferentes variables han podido medir el alcance de los factores de alteración tafonómica. Como puede apreciarse (Figura 3), la mayor parte están representadas en la etapa bioestratinómica; no obstante en la etapa diagenética se incrementan o se producen nuevas modificaciones tafonómicas.

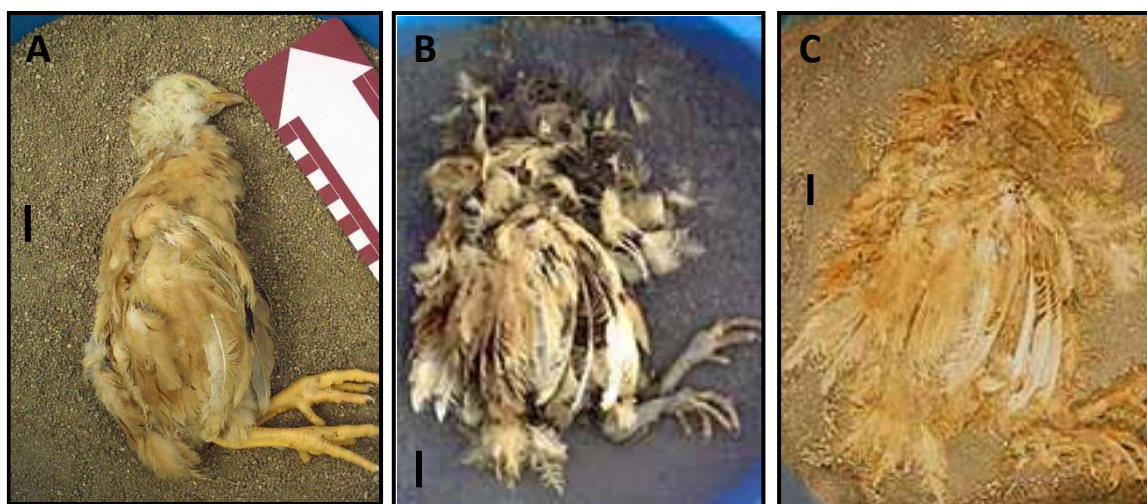


Figura 3. Registro gradual del estado tafonómico del ejemplar J-30/26 depositado en posición lateral y descompuesto en medio subaéreo siendo A) el día 0 del experimento B) día 18 del experimento antes de ser enterrado y C) El ejemplar exhumado tras 8 años. Escala=1 cm.

4.1- El estado de preservación de los tejidos y los organismos implicados

Tal y como se mencionó anteriormente, durante el proceso de excavación se registró la presencia de restos de artrópodos bajo el sedimento (Figura 4). No se detectó en todos los ejemplares de la muestra, pero en los que así fue, la presencia de tejido orgánico era mucho menor. Estos colonizadores de cadáveres, entre los que se encontraban dípteros y derméstidos en distintas fases de desarrollo, tuvieron mucha responsabilidad en la fase bioestratinómica de descomposición; por ejemplo, los *Dermestes maculatus* (Figura 4E), se alimentan de la piel seca y el cartílago. Donde más se aprecia esta intervención, es en el estado de preservación de los ejemplares descompuestos en medio subaéreo con piel (Figura 5A).

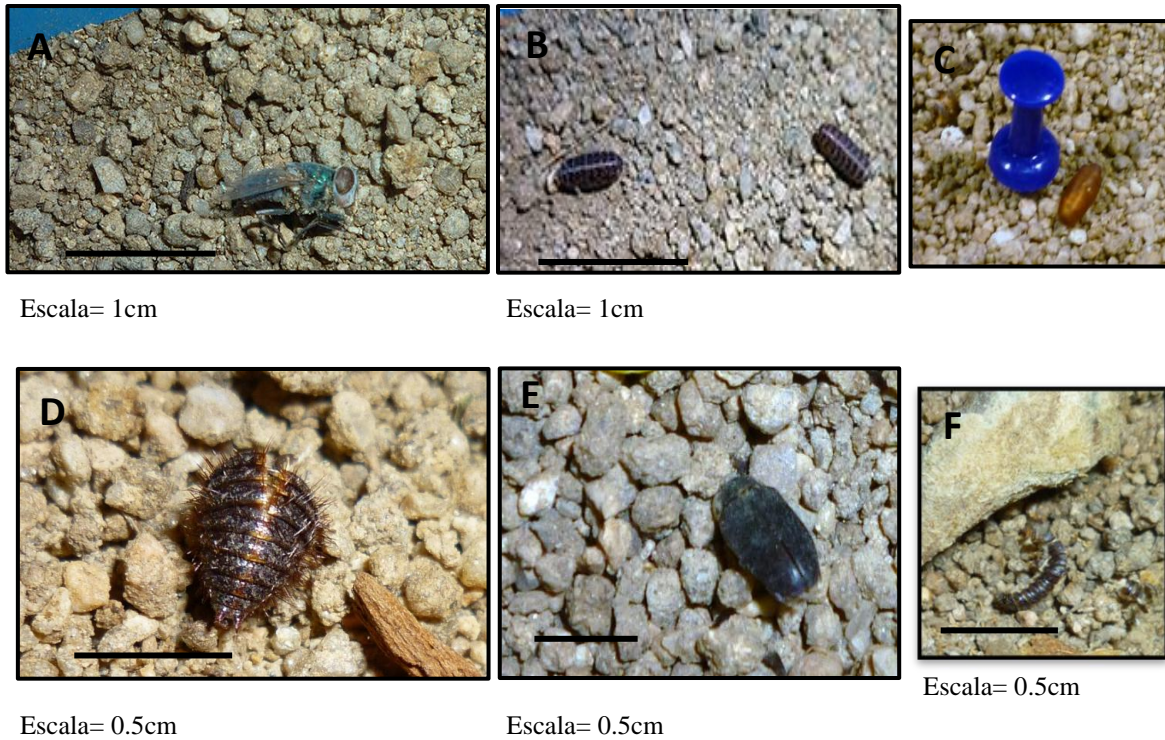


Figura 4. A) *Lucilia sericata*. B) Crisálida de *Chrysomya megacephala*. C) Crisálida de *Chrysomya megacephala*. D) Larva de derméstido E) *Dermestes maculatus* adulto. F) Larva de *Dermestes maculatus*.

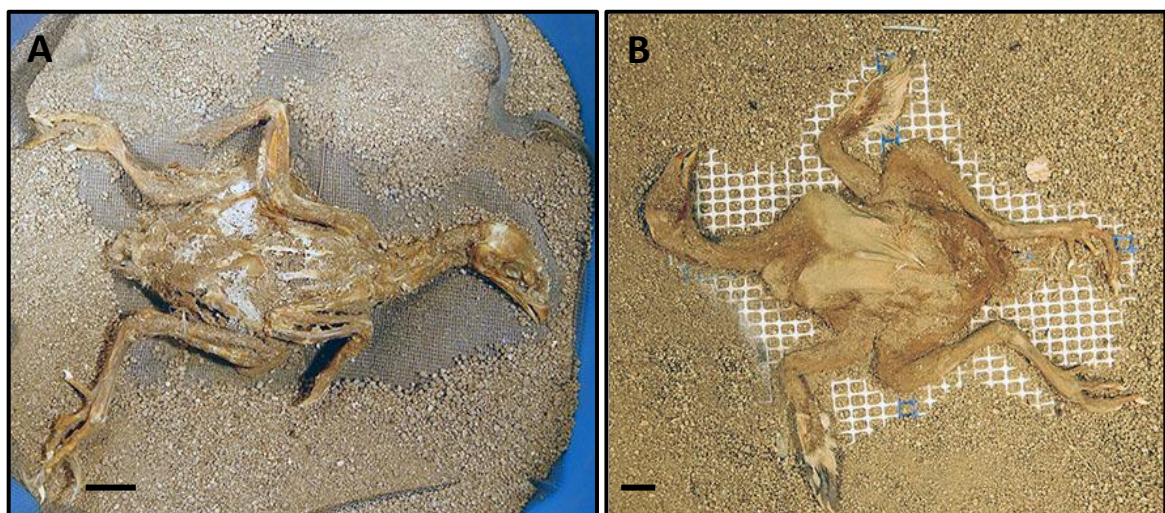


Figura 5. A) Estado de preservación de ejemplar descompuesto en medio subaéreo con piel donde se registraron múltiples restos de artrópodos. B) Estado de preservación de ejemplar descompuesto bajo el sedimento sin piel, donde se observa mucho mas tejido orgánico.

Escala= 1cm

Se observa, además, que varios de los restos exhumados se encuentran momificados. En ellos, se puede apreciar la preservación de partes blandas (Figura 6A). Otros ejemplares, sin embargo, se encuentran en un estado esqueletizado, sin tejidos blandos, preservando únicamente el pico, los dedos y las garras (Figura 6B)

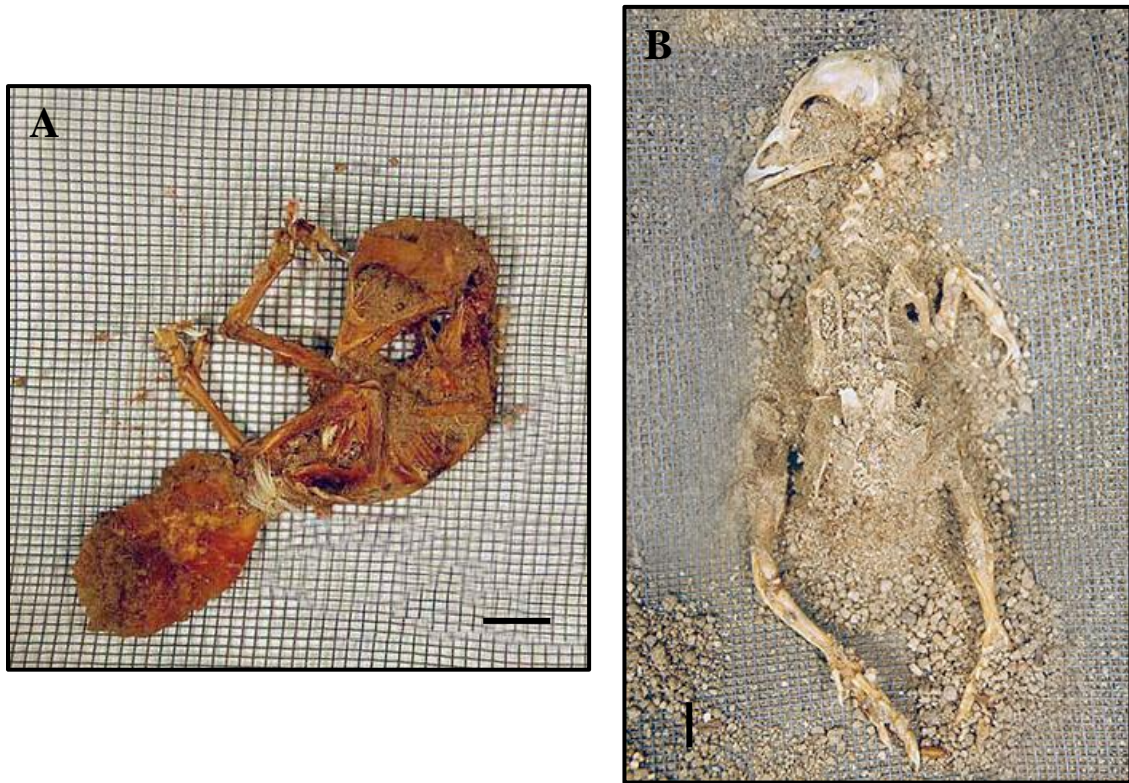


Figura 6. Estado de preservación de los restos. A) Embrión 6 momificado, depositado lateralmente. B) Ejemplar esqueletizado J-7/13 depositado ventralmente. Escala=1cm

Por otro lado, se aprecia una óptima preservación de otras estructuras, como el pico, los dedos y las garras (Figura 7A y B). Este estado es un reflejo de su naturaleza intrínseca resistente, dado que se preservan de la misma manera en toda la muestra.

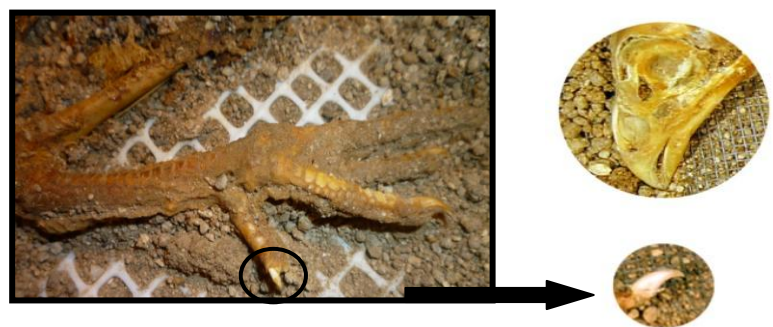


Figura 7. Estado de preservación de A) Garras y uñas. B) Pico.

4.2- La degradación diferencial de las plumas

A nivel general, los resultados muestran una buena preservación en cuanto a las plumas se refiere. Se ha detectado la presencia de plumas de contorno (principalmente plumas de vuelo) y plumón. No obstante, cabe destacar que aparecen preservadas de manera diferencial. Esta modificación tafonómica puede apreciarse a nivel del mismo ala, como es el caso del ejemplar J-30/27 (Figura 8A), o a nivel de la misma carcasa, como es el caso del ejemplar J-30/25, que presenta la totalidad de las plumas de cobertura y se caracteriza por la degradación del plumaje remero del ala derecha (Figura 8B). Esta degradación parece ser en sentido proximal-distal.

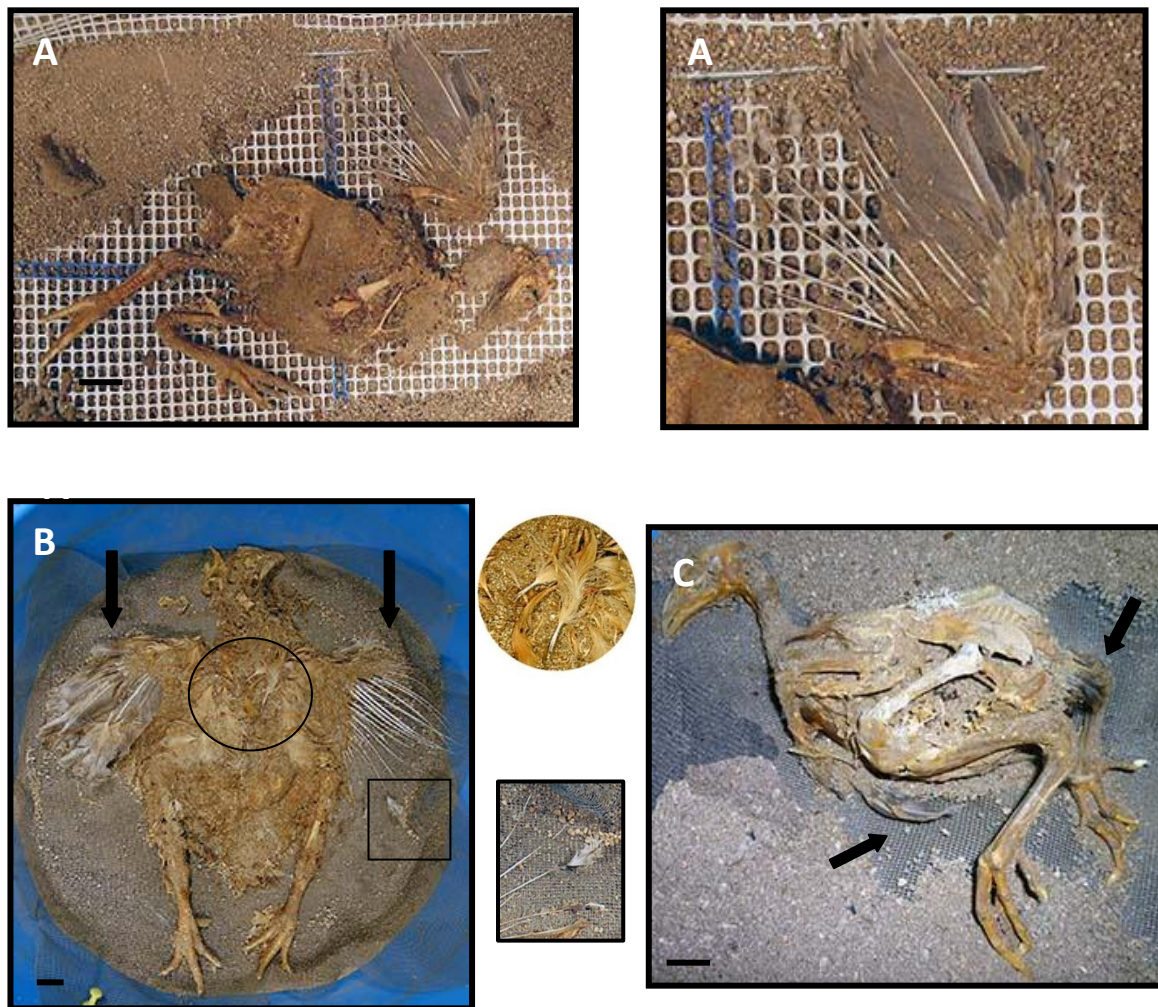


Figura 8. Degradación diferencial de las plumas. A) Mismo ala. B) Distintas alas, presencia de plumas de contorno y plumón. C) Preservación de plumas remeras y timoneras (de la cola). Escala=1cm

4.3 Alteraciones tafonómicas que implican a los restos óseos

- La desarticulación

La desarticulación hace referencia a la acción y efecto de desconectar y separar dos o más elementos articulados entre sí (Fernández-López, 2000). Esta alteración tafonómica, propia de la etapa bioestratinómica, se ha visto incrementada tras años de enterramiento, de manera que ha aumentado el área de dispersión de los restos óseos según muestran los ejemplares una vez exhumados. Parece que, generalmente, es mayor en las extremidades posteriores (las cuales se encontraban unidas por un cartílago actualmente ausente) y en la columna vertebral (desconexión del cráneo). El ejemplo más representativo de ello se observa en el ejemplar adulto descompuesto en medio acuoso (Figura 9A y B). El contraste con el estado de preservación de los adultos descompuestos en otros medios es bastante notable (Figura 9C y D), no obstante todos presentan cierto grado de desconexión.

Además, los resultados muestran modificaciones en cuanto a forma y estructura de los restos, los cuales parece que han adquirido nuevas propiedades tafonómicas secundarias. Estas propiedades hacen referencia a la distorsión tafonómica, entendida como cualquier cambio de tamaño, forma, estructura y/o textura de un elemento preservado, debido a la actuación de algún esfuerzo mecánico (Fernández-López, 2000).

En los resultados pueden apreciarse dos tipos de distorsiones tafonómicas:

- La compactación diagenética

Uno de los fenómenos de distorsión tafonómica que ha sido observado es la compactación diagenética. Esta compactación es debida a que la resistencia mecánica de los restos ha sufrido cambios durante esta etapa. Como puede apreciarse, los elementos preservados han experimentado una reducción de volumen, adquiriendo una forma laminar (Figura 10A). Este fenómeno se aprecia únicamente en los ejemplares descompuestos en agua dulce. Este tipo de alteración tafonómica ha dificultado enormemente el proceso de excavación debido a la gran compactación que presentaba el sedimento, por lo que se procedió al raspado con un palillo de madera con el fin de poder observar con la máxima precisión el estado de los restos.

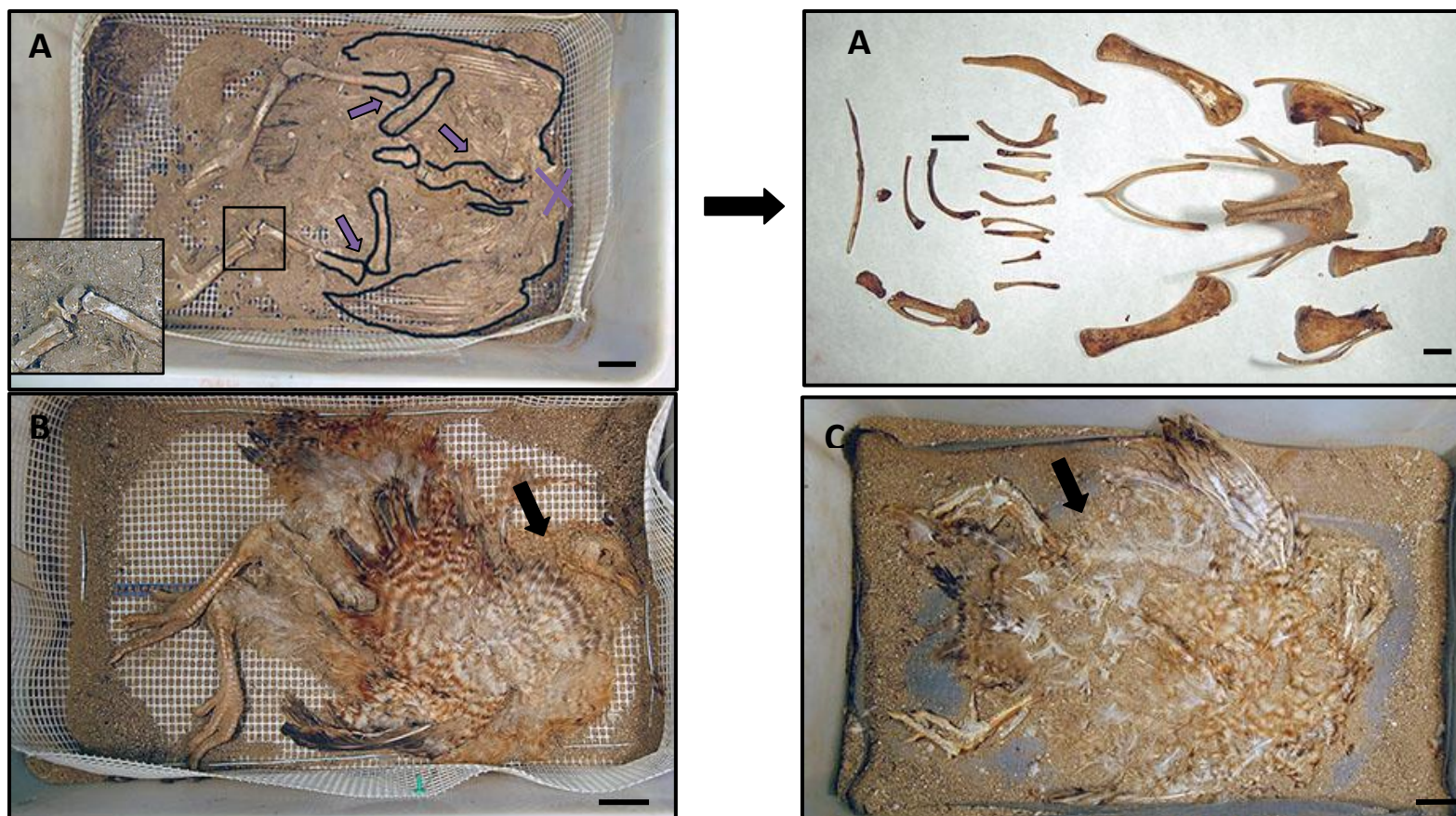


Figura 9. Estado de desarticulación de los restos exhumados, siendo A) Ejemplar descompuesto en medio acuático. B) Restos recuperados durante la fase de excavación pertenecientes a A. C) Ejemplar descompuesto enterrado bajo el sedimento D) Ejemplar descompuesto en medio subaéreo. Escala=1cm

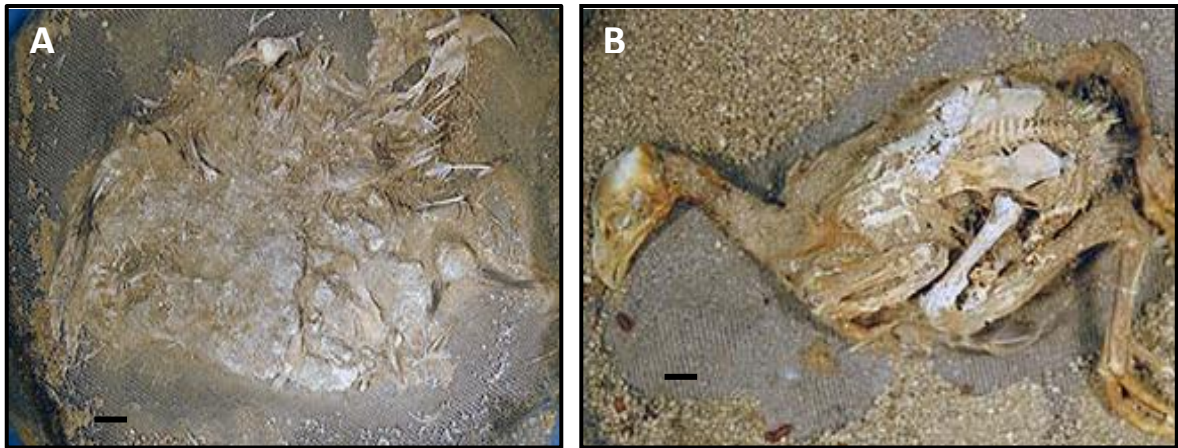


Figura 10. Nivel de compactación diagenética siendo A) Restos del ejemplar descompuesto en medio acuoso que presenta una reducción de volumen. B) Restos de la entidad descompuesta en medio subaéreo que no ha sufrido la compactación. Escala=1cm.

- La torsión esquelética

Otra de las distorsiones tafonómicas que se ha podido observar es la torsión esquelética. La dinámica de comportamiento que muestra el taforregistro en este caso es clara. Ejemplares que se descompusieron en agua dulce muestran una torsión o encorvamiento de la columna vertebral (Figura 11A y B). Este tipo de caracteres secundarios son resultado de la alteración tafonómica. En el caso del ejemplar dispuesto en posición ventral (Figura 11A), la dirección de la torsión está marcada en sentido lateral. Atendiendo al ejemplar dispuesto en posición lateral (Figura 11B), la torsión se da en sentido dorsal.

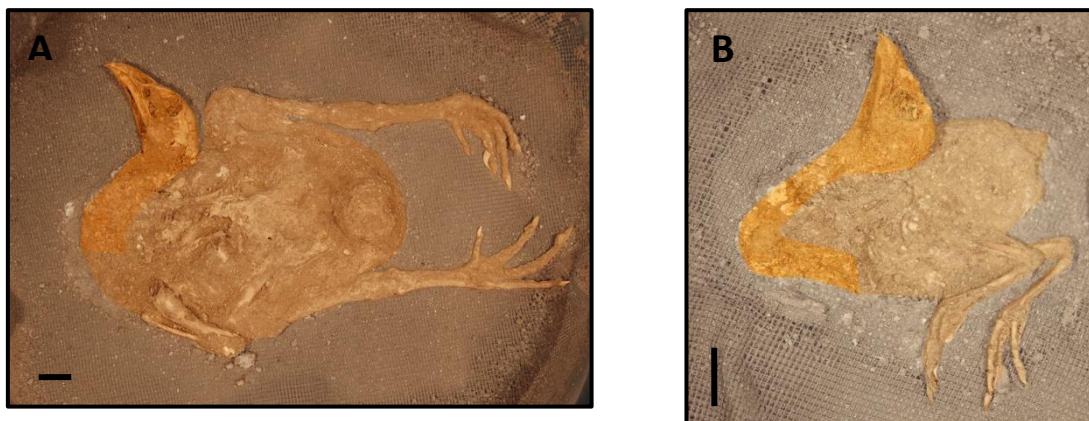


Figura 11. Restos que presentan torsión de la columna vertebral, siendo A) Ejemplar J-30/32 depositado ventralmente y B) Ejemplar J-14/24 depositado lateralmente. Escala= 1cm

Este tipo de distorsión solo se ha observado en estos dos ejemplares. El resto de los individuos descompuestos en medio acuoso presentan un estado totalmente desarticulado y colapsado a la vez, similar al que se muestra en la Figura 10A. En este caso, se observa que los restos también han adquirido una forma laminar, sin embargo, han conseguido evitar la desarticulación preservándose de manera intacta, conservando su posición original de deposición. En este sentido, la compactación ha favorecido el estudio de los restos, y gracias a ello se puede observar el cambio en la forma del elemento preservado.

- Coloraciones en la superficie del hueso

Por otro lado, desde un punto de vista macroscópico, se ha observado en ejemplares J-30 de descomposición subaérea, un deterioro del tejido óseo caracterizado por la presencia de manchas oscuras. Este tipo de manchas aparecen principalmente en las extremidades posteriores (Figura 12A y B), anteriores y en la región torácica (Figura 12B). También se observan micro-fracturas, principalmente en las zonas de conexión entre extremidades (Figura 12A). Por lo general, además, se apreció la debilitación ósea durante la fase de excavación, representada por el reblandecimiento del tejido óseo.

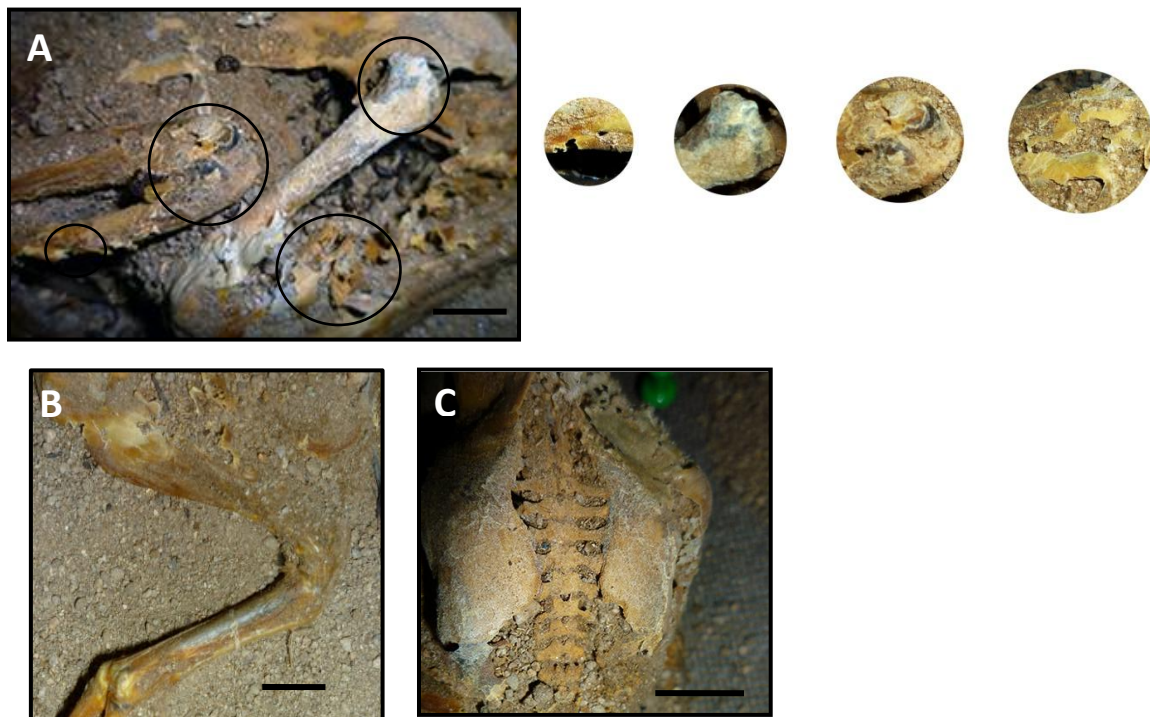


Figura 12. Estado de preservación ósea. A) Tarsometatarso, tibiotarso. B) Fémur. C) Región torácica. Escala= 1cm

5. DISCUSIÓN

EJEMPLAR	ALTERACION TAFONOMICA	VARIABLES IMPLICADAS
EMBRION 1	No analizable	<div><div></div><div></div><div></div></div>
EMBRION 2	No analizable	<div><div></div><div></div><div></div></div>
EMBRION 3	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
EMBRION 4	Compactación diagenética	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Desarticulación	
EMBRION 5	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
EMBRION 6	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
EMBRION 7	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
EMBRION 8	Compactación diagenética	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Desarticulación	
J-7/9	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-7/10	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-7/11	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-7/12	Estado de desintegración	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-7/13	Esqueletizado	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-7/14	Esqueletizado	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-7/15	Encorvamiento lateral	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Momificación	
J-7/16	Esqueletizado	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/17	Estado de desintegración	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/18	Esqueletizado	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/19	Degradación diferencial plumas	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/20	Compactación diagenética	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Desarticulación	
J-14/21	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/22	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/23	Momificación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-14/24	Torsión de la columna	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Compactación diagenética	
J-30/25	Degradación diferencial plumas	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-30/26	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-30/27	Degradación diferencial plumas	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-30/28	Compactación diagenética	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Desarticulación	
J-30/29	Esqueletizado con machas	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-30/30	Esqueletizado con manchas	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-30/31	Momificado	<div><div></div><div></div><div></div></div>
J-30/32	Torsión de columna	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Compactación diagenética	
ADULTO-33	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
ADULTO-34	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
ADULTO-35	Desarticulación	<div><div></div><div></div><div></div></div>
	Compactación diagenética	
Tabla 2. Tabla resumen de los resultados obtenidos.		
<div><div>Subaéreo</div><div>Enterrado</div><div>Agua dulce</div><div>Piel</div><div>Sin piel</div><div>Ventral</div><div>Lateral</div></div>		

5.1- Modificaciones tafonómicas en la diagénesis

Los cambios o modificaciones que han experimentado los restos en la etapa diagenética difieren en mucho de los acontecidos en la etapa bioestratinómica. No obstante, cada modificación tiene origen en las condiciones iniciales del experimento. ¿Qué modificación tafonómica se ha producido? ¿En qué condiciones? ¿A qué se puede deber? Cualquier hipótesis que se quiera plantear sobre una alteración tafonómica observada tras un enterramiento va a tener que estar sustentada en la etapa bioestratinómica. Es por ello que, antes de plantear cualquier estudio actuotafonómico, hay que establecer correctamente los objetivos deseados y llevar a cabo un registro completo de todos los datos, tanto cuantitativos como cualitativos, que posteriormente afectaran a todo el desarrollo tafonómico.

Los resultados obtenidos contribuyen a establecer las bases para la organización de un modelo general (considerando que son condiciones simuladas) que ayude a la interpretación de ejemplares del registro fósil y, por lo tanto, a la comprensión de los ecosistemas del pasado. No obstante, hay variables que no se tuvieron en cuenta en un principio, como las interferencias debidas a la proximidad de las carcacas (Bass y Jefferson, 2003). A pesar de ello, las variables elegidas representan transformaciones muy significativas en ambas etapas y permiten estudiar de manera aislada el peso que supone cada una de ellas.

5.2 – Factores y procesos de alteración tafonómica

5.2.1- Degradación diferencial de tejidos:

Dentro de toda la muestra de estudio en general, en los resultados se aprecia una buena preservación a nivel general de las plumas, en concreto de las plumas de vuelo. La resistencia de esta estructura tan característica ha permitido establecer relaciones filogenéticas entre dinosaurios y aves actuales (Sanz, 1999), por lo que comprender los procesos que se llevan a cabo en su desarrollo tafonómico es de muy útil información. En los últimos años, gran parte de la avifauna se determinó por las plumas fósiles, ya que estas son una característica clave de las aves. Sin embargo, su preservación requiere de ciertas condiciones especiales (Davis y Briggs, 1995) y su criterio de clasificación es complejo. En el presente estudio, los resultados nos muestran una degradación diferencial de plumas que puede llegar, posteriormente, a una preservación diferencial (ésta necesita de la fosilización de los tejidos). En el caso particular del ejemplar J-

30/27 (fase bioestratinómica enterrada en el sedimento y dispuesta en posición lateral) (Figura 8A), se observa una degradación diferencial caracterizada por la preservación de las plumas de impulso del vuelo, al contrario que las remeras secundarias (las más internas), de las que sólo se preserva el cañón. De la misma forma, no hay rastro de plumas de cobertura ni de plumas timoneras. No se ha podido encontrar referencia bibliográfica que refiera el porqué o a las posibles causas de esto, pero sin duda se trata de una transformación tafonómica ocurrida en estas condiciones. El caso del ejemplar J-30/25 (fase bioestratinómica subaérea y dispuesta en posición ventral), difiere con el anteriormente mencionado en el tipo de degradación. En esta carcasa (Figura 8B) se observan plumas de cobertura y el plumaje remero del ala izquierda, sin embargo, se aprecia la ausencia total de las plumas que forman el ala derecha, a excepción de la presencia de una pluma en el extremo terminal del penúltimo cañón (remera secundaria). Esto nos hace suponer que la degradación ha sido producida en este caso en sentido antero-posterior. Por otro lado, analizando todos los resultados, vemos que la degradación de las plumas se da en ejemplares cuya fase de descomposición fue en medios diferentes, que fueron depositados en orientación también diferente, y que sufrieron un periodo de enterramiento equivalente. Por tanto, los resultados manifiestan una preservación diferencial general de las plumas, pero no se ha encontrado un patrón común que explique la degradación diferencial y su posible futura preservación diferencial.

En cuanto al registro fósil se refiere, la preservación de plumas resulta ser un fenómeno inusual. En el yacimiento de Las Hoyas (Cretácico inferior), situado en la parte sur de la serranía de Cuenca y caracterizado por el estado de preservación excepcional de sus restos fósiles, se han encontrado restos aislados de plumas remeras y timoneras cuyo tamaño medio es relativamente pequeño, lo que proporciona información acerca del tamaño de las entidades biológicas que allí se encontraban (Marugán y Vullo, 2011), coincidiendo con las características de la avifauna de Las Hoyas (Buscalioni *et al.*; citado en Marugán y Vullo, 2011).

5.2.2 - Análisis de los efectos de las variables externas

Descomposición en agua dulce

De los datos obtenidos a partir del presente estudio, los más útiles para una comparación con el registro fósil parecen ser los relativos a las alteraciones producidas

en este medio simulado. Como se ha podido ver, parece que el proceso de torsión o encorvamiento de la columna vertebral de las carcasas guarda relación con que la entidad se haya descompuesto en medio acuoso, ya que sólo los ejemplares vinculados a esta variable sufrieron esta modificación tafonómica. Este resultado se ha podido ver tan sólo en dos de los ejemplares (J-30/32 y J-14/24) de distinto estado de desarrollo ontogenético, ya que el resto presentaba un estado excesivamente desarticulado unido a una compactación del sedimento a los tejidos orgánicos que tornaba complejo su estudio. Sin embargo, los ejemplares óptimamente preservados constituyen una congruente herramienta para una contribución a la interpretación de las condiciones paleoecológicas del registro fósil, algo que evidencia las aplicaciones prácticas de la Actuotafonomía.

Un ejemplo de ello es el yacimiento alemán de Solnhofen, datado en el Titoniense (Jurásico Superior). Durante esta época, este ambiente incluía lagunas de aguas templadas cuyas capas inferiores eran anóxicas, lo que habría hecho que cualquier organismo bien conservado que fuera arrastrado por las corrientes a estas capas inferiores, habría quedado imperturbable bajo el sedimento y evitando la desarticulación (Davis, 1996). Es por esta razón que podemos encontrar ejemplares excelentemente preservados como *Archaeopteryx lithographica* (Figura 13A).

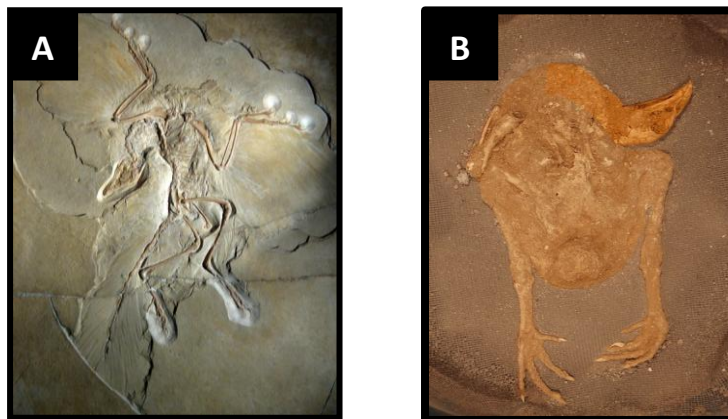


Figura 13. A) *Archaeopteryx lithographica* B) Ejemplar J-30/32

El parecido con los resultados obtenidos (Figura 13B) es evidente. Estos resultados nos permiten cumplir el objetivo de contribuir (aunque sea mínimamente) a la construcción de un pilar de información tafonómica actualista, teniendo evidencias para contrastar la validez de este tipo de estudios.

Por otra parte, este medio simulado también ha proporcionado resultados en cuanto a la compactación diagenética. En este fenómeno de distorsión tafonómica interviene la acción gravitatoria, colapsando los restos que llevan a la deformación laminar observada. Probablemente, el peso del sedimento hace que, durante la diagénesis, las carcasas experimenten una fuerza de presión, en dirección al eje transversal, que les lleva a aplanarse. En estas ocasiones, el cuerpo esférico tiende a transformarse ya que el esfuerzo mecánico es lo suficientemente fuerte para comprimirlo (Fernández-López, 2000), contribuyendo a evitar la desarticulación. En el caso de los ejemplares anteriormente mencionados (ambos sin piel) así ha sido. Sin embargo el resto de los ejemplares presentan desarticulación y compactación al mismo tiempo. Además, se observa que el grado de compactación que presenta el ejemplar adulto es menor, posiblemente porque su talla ha sido una resistencia mayor a esa fuerza de presión. En su estado de desarticulación se aprecia principalmente la dispersión de la caja torácica, vertebrae cervicales y cráneo repartidas por las distintas capas de sedimento.

En la fase bioestratinómica, en los ejemplares descompuestos en este medio, el proceso de desarticulación sucedió en mayor grado. Esta desarticulación, probablemente, modificó la posición original de depósito de algunos de los cuerpos, modificando el estado de preservación.

Descomposición bajo el sedimento:

De manera general, son las carcasas donde mejor preservación de tejido orgánico se encuentra. Durante su fase de descomposición, al estar enterrados bajo el sedimento la disponibilidad de oxígeno era menor, por lo que el aprovechamiento de los por parte de los descomponedores también fue menor. Esto propició que en el momento de ser depositados presentaran mayor proporción de tejido orgánico (en contraste con los descompuestos de forma subaérea), por lo que cuando fueron exhumados presentaban más tejido orgánico preservado. De la misma forma, las zonas anatómicas donde mayor tejido orgánico se encuentra son las que más lo contienen en proporción con el resto, principalmente en las extremidades posteriores.

En el caso de los ejemplares sin piel, se aprecia un estado de momificación probablemente derivado de un proceso de deshidratación en su fase bioestratinómica, que actuaría como agente tafonómico. Este estado momificado ha propiciado la

preservación de los tejidos blandos. Por tanto, podemos afirmar que, en este caso, la deshidratación es un factor que favorece el mantenimiento de la materia orgánica a largo plazo (Fernández-López, 2000).

Descomposición subaérea:

Los ejemplares cuya fase de descomposición transcurrió en medio subaéreo, presentaban ciertas similitudes con los ejemplares que fueron enterrados, en la fase bioestratinómica. Sin embargo, una vez exhumados, se observan diferencias significativas.

En estos ejemplares se observa un estado de esqueletización caracterizado por la ausencia total de tejido blando. Parece ser que el aprovechamiento por parte de los artrópodos (mayor en este medio) ha quedado patente en el estado de preservación de los tejidos orgánicos. En el caso de los ejemplares de mayor talla sin piel, se observa un estado momificado, similar al anteriormente mencionado.

Además, se aprecia un estado de desarticulación intermedio, entre los de medio acuático (que presentan los valores más altos) y los enterrados en sedimento (que presentan los valores más bajos).

Diferencias morfológicas a través de la ontogenia

La preservación de tejido orgánico es proporcionalmente mayor cuanto mayor sea la talla del ejemplar, haciendo referencia a cuanta más masa tenga éste en el momento de ser enterrado. Es decir, los ejemplares adultos presentan mayor eficacia tafonómica. Ha de tenerse en cuenta que, la pérdida de masa del organismo una vez fallecido ocurre mayoritariamente en la fase bioestratinómica hasta el momento del enterramiento, donde dicho proceso se minimiza (Davis & Briggs, 1998). Durante la fase *postmortem* los ejemplares de menor talla perdieron masa a mayor velocidad a causa de que su ratio superficie/volumen era mayor (Cambra-Moo, 2008). Es decir, su tasa de descomposición fue mayor, quedando actualmente menos tejido orgánico preservado.

Diferencias de preservación en cuanto a la posición del depósito

No se ha podido establecer un patrón, a causa de falta de evidencias significativas, que permita afirmar en qué posición se preservan mejor los tejidos blandos. Lo que sí parece observarse en los ejemplares cuya fase *postmortem*

transcurrió bajo el sedimento, es la mayor perdurabilidad de tejidos en disposición dorso-ventral. Además, los resultados parecen indicar que la desarticulación, causada por la falta de tejido blando, forma un campo de dispersión mayor en ejemplares depositados dorso-ventralmente.

Estado de preservación de los restos óseos

La presencia de la coloración oscura en los restos óseos, se ha observado en ejemplares J-30 descompuestos en medio subaéreo y que no presentaban piel; no obstante cabe la posibilidad de que se den en ejemplares descompuestos en otro tipo de medio, pero en este caso no ha sido posible su estudio debido al estado en que se encontraban los restos. En cuanto al medio acuoso, la compactación del sedimento impedía observar la superficie del hueso. Y en los ejemplares de descomposición bajo sedimento, la preservación de tejido orgánico también impedía su estudio.

Se plantea la posibilidad de que la coloración oscura se deba a altas concentraciones de manganeso, pero no puede afirmarse nada de manera contundente sin unos análisis de las sustancias elementales que hayan podido alterar la composición original de los tejidos. Estos futuros análisis complementaran el estudio realizado, aportando nuevos datos acerca de las modificaciones tafonómicas producidas en los componentes intrínsecos que conforman el hueso una vez ha entrado en la etapa diagenética.

Igualmente, se intentará en futuras investigaciones que las muestras tomadas del sedimento (210 en total) sean analizadas, para comprobar que diferencias presentan en cuanto a su composición química, con el fin de vincular las preservaciones de las carcasas y el sedimento circundante. En el periodo de tiempo en el que se ha llevado a cabo este proyecto de fin de carrera ha resultado imposible obtenerlas.

6. CONCLUSIONES

Las alteraciones tafonómicas que han producido las modificaciones observadas en los elementos preservados se han debido, por un lado, a factores intrínsecos inherentes a la propia entidad, y otro, a factores vinculados al medio donde se descompusieron.

- Los ejemplares de *Gallus gallus domesticus* presentan una buena preservación general de las plumas de vuelo. Sin embargo, se observa una degradación diferencial que no parece seguir ningún tipo de patrón evidente de modificación tafonómica en las variables analizadas en el presente experimento.
- Las alteraciones tafonómicas vinculadas al medio de descomposición acuoso producen distorsiones en los elementos preservados tales como la torsión de la columna vertebral y la compactación diagenética. Ambas parecen actuar como agente regulador de la variabilidad producida.
- Los datos obtenidos apoyan la existencia de un factor ambiental que produce el estado de preservación de ejemplares como *Archaeopteryx lithographica* en el registro fósil.
- La presencia de piel en organismos descompuestos subaéreamente facilita la degradación casi por completo de los tejidos blandos. Sin embargo, la ausencia de piel parece favorecer el estado momificado.
- Analizando los resultados parece que la posición en la que se deposita el cadáver previo enterramiento no afecta a la preservación de tejido orgánico, aunque sí a la distribución de los restos.

7. AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a Óscar Cambra por comenzar algo que he podido finalizar. A Hugo Martín Abad, por su continua predisposición a ayudar. Al profesor González, por ser un ejemplo didáctico a seguir y a Ángela Delgado, por compartir su sabiduría ante todo.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Behrensmeyer AK, Kidwell SM. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology* 1985; 11: 105-119.
- Behrensmeyer AK, Kidwell SM, Gastaldo RA. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology* 2000; 26(sp4): 103-147.
- Bickart, KJ. A field experiment in avian taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1984; 4(4): 525-535.

- Cambra-Moo, O. Bioestratinomía y fosildiagénesis de Arcosaurios. Aplicación de la Actuotafonomía al estudio de la influencia paleobiológica en el proceso tafonómico. [Tesis Doctoral]. Madrid: Universidad Autónoma de Madrid; 2006.
- Cambra-Moo O, Buscalioni AD, Delgado-Buscalioni R. An approach to the study of variations in early stages of *Gallus gallus* decomposition. *Journal of Taphonomy* 2008; 6(1): 21-40.
- Davis PG. The taphonomy of *Archaeopteryx*. *Bulletin of the National Science Museum*. Tokyo, Japón 1996; 22(3-4): 91-106.
- Davis PG, Briggs DEG. Fossilization of feathers. *Geology* 1995; 23(9): 783-786.
- Davis PG, Briggs, DEG. The impact of decay and disarticulation on the preservation of fossil Birds. *Palaaios* 1998; 13: 3-13.
- Denys C, Williams CT, Dauphin Y, Andrews P, Fernández-Jalvo, Y. Diagenetical changes in Pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed I. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 1996; 126(1-2): 121-134.
- Efremov JA. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan-American Geologist* 1940; 74: 81-93.
- Fernández-López SR. Temas de Tafonomía. Madrid: Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid; 2000.
- Fernández-López, SR. Alteración tafonómica y tafonomía evolutiva. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección de Geología)* 2005; 100(1-4): 149-175.
- Goff ML. El testimonio de las moscas: Cómo los insectos ayudan a resolver crímenes. (Original title: A fly for prosecution: How insect evidence helps solve crimes). Barcelona: Alba Editorial; 2000.
- Kowalewski M, Labarbera M. Actualistic taphonomy: death, decay, and disintegration in contemporary settings. *Palaaios* 2004; 19: 423-427.

- Larsen CS. Bioarchaeology: The lives and lifestyles of past people. *Journal of Archaeological Research* 2002; 10(2): 119–166.
- Lawrence DR. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bulletin of the Geological Society of America* 1968; 79: 1315-1330.
- López A. Actuatofonomia experimental: análisis comparativos de procesos bioestratinómicos en anuros. [Proyecto fin de carrera]. Madrid: Universidad Autónoma de Madrid; 2011.
- López-Martínez N, Truyols J. Paleontología: conceptos y métodos. Colección Ciencias de la Vida 19. Madrid: Síntesis; 1994.
- Lyman RL. Vertebrate taphonomy. *Cambridge Manuals on Archaeology*. Cambridge: University Press; 1994.
- Mann RW, Bass WM, Meadows L. Time since death and decomposition of the human body: Variables and observations in case and experimental field studies. *Journal of Forensic Science* 1990; 35(1): 103-111.
- Martín-Abad, H. Estimación de la tasa de descomposición bioestratinómica de peces teleósteos. En: Esteve J, Meléndez G, editores. *Paleontologica Nova (VI EJIP)*. Zaragoza: Publicaciones del Seminario de Paleontología (SEPAZ) 2008; 8: 281-290.
- Marugán-Lobón J, Vullo R. Feather diversity in the Barremian (Early Cretaceous) of Las Hoyas, Spain. *Comptes Rendus Palevol* 2011; 10(4): 219–223.
- Müller, AH. Lehrbuch der Paläozoologie. Allgemeine Grundlagen C. Die Fossilisationslehre. Fischer, Jena 1963; (1): 17-134.
- Pobiner BL, Braun DR. Applying actualism: considerations for future research. *Journal of Taphonomy* 2005; 3(2): 57-65.
- Schäfer W. Ecology and palaeoecology of marine environments. Chicago: University Press; 1972.
- Sanz JL. Los dinosaurios voladores. Historia evolutiva de las aves primitivas. Colección Mundo Vivo. Madrid: Libertarias/Prodhuvi; 1999.